

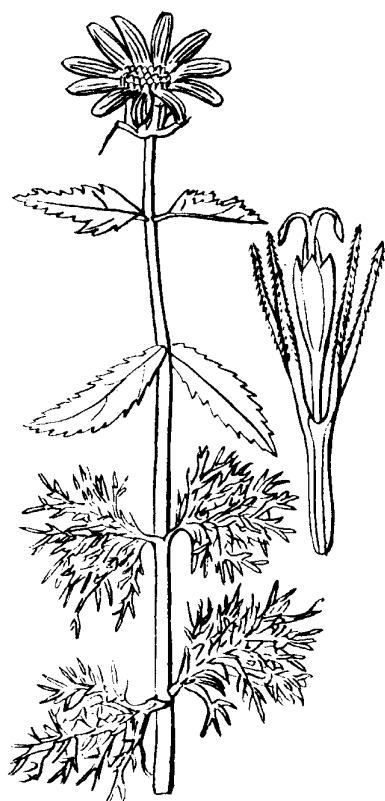


図2 水生のキク科植物: *Megalodonta beckii* (TORREY) GREENE (= *Bidens beckii* TORREY). (HUTCHINSON, *Gard. Chron.* 59: 305, Fig. 129 (1916) による).

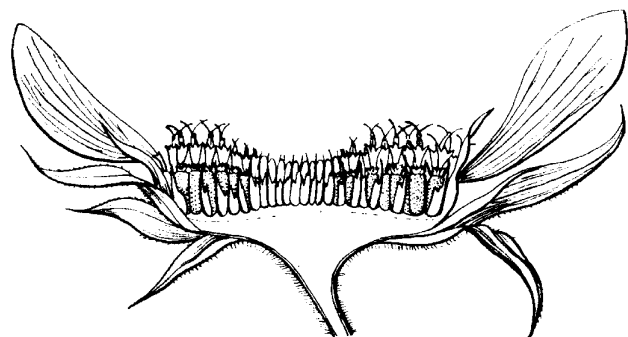


図3 ヒマワリの頭花の縦断面 (HOFFMANN, *Pflanzen-fam.* IV-5: 88, Fig. 55 (1894) による).

雌ずいは2心皮性, 7) 胚珠は倒生で1個, 8) 種子に胚乳がない, 9) 小花群が総苞にとりかこまれて, 一個の花, 頭花となっている, などである. いずれもキク科植物の系統進化を考える上で重要な分類形質である.

分類上の位置 キク科は種・属共にその数が多いにもかかわらず, 基本的な構造において共通性が高いだけに, natural group としてのまとまりがきわめて強い. これまでにいくつかの見解が出されているものの, 他の科との類縁関係については今のところ明らかではない. したがって, 分類上の位置はキク科側から考えられていると云うよりは, 他の科との相対的な評価によって定められていると云える. すなわち, 1) キク科のみでキク目

を作る, 2) オミナエシ科, マツムシソウ科, カリケラ科と共にキク目を作る, 3) キキョウ科, スフェノクレア科, ペンタフラグマ科, クサトベラ科, ステリリディウム科, ブルノニア科, カリケラ科と共にキキョウ目の一員とされている, などの考え方は頭花植物全体の目の評価自身によって与えられた分類上の位置である.

キク科の起源 くりかえし述べたように, キク科がきわめてはっきりした natural group として把握される以上, その起源を単系統と考えるのは常識かもしれない.

伝統的にキク科の起源をキキョウ科に求める考え方がある. *Jasione* 属のキク科様の頭花や, ミゾカクシ亜科の乳液や集葯雄ずいなどは確かにキク科の先祖を思わせる. また, キク科のそれをマツムシソウ科とカリケラ科に求める考え方もある. いずれも一種子性の果実をつけ, 花が頭状花序を構成する様子は全体としてキク科に非常によく似ている. 見かけ上の特徴もさることながら, 個々の特徴の傾向性に着眼する立場もある. 2心皮性で, 一室一胚珠の子房や冠毛様のがくなどに目をむけると, それぞれの傾向性を示すアカネ科やオミナエシ科がキク科の possible ancestral group としてうかび上って来る.

キク科には現在2つの亜科が認められている. これらを独立の科とする立場からは, キク科が2系統であるとする見方が出る. すべて両性の舌状花からなる頭花を持ち, 乳液のあるタンポポ亜科の先祖としてキキョウ科を想定し, すべて両性の筒状花からなる頭花を持つショウジョウハグマ族を窓口とするキク亜科に対してはカリケラ科が考えられている.

これらの考え方に対してはいずれも別の立場から, それぞれ反論が出されている. 中でも2系統説には異論の方が多い. いずれにしても現在のところキク科の起源に関する定説はない.

分類 キク科の system は一応次のようにまとめられる.

Compositae GISEKE, *Praelect. Ord. Nat. Pl.*, 538 (1792); BENTH. & HOOK. f., *Gen. Pl.* II: 164 (1875); HOFFMANN, in *Pflanzen-fam.* IV-5: 87 (1894); KITAMURA, *Compositae Japonicae* I: 3 (1937).

Synanthereae CASS., *Journ. Phys.* 76: 99 (1813).

Type genus: *Aster* L. (**Asteraceae** DUMORTIER, *Comment.*, 55 (1822))

Subfam. **Asteroideae** キク亜科

1. **Ambrosieae** CASS., *Journ. Phys.* 88: 191 (1819)
オナモミ族

Type: *Ambrosia* L.

2. **Anthemideae** CASS., *Journ. Phys.* 88: 192 (1819) キク族

Type: *Anthemis* L.

3. **Arctoteae** CASS., Journ. Phys. **88**: 159 (1819)
 アークトーチス族
 Type: *Arctotis* L.
 4. **Astereae** CASS., Journ. Phys. **88**: 195 (1819)
 コンギク族
 Type: *Aster* L.
 5. **Calenduleae** CASS., Journ. Phys. **88**: 161 (1819)
 キンセンカ族
 Type: *Calendula* L.
 6. **Cardueae** CASS., Journ. Phys. **88**: 155 (1819)
 アザミ族
 Type: *Carduus* L.
 7. **Eupatorieae** CASS., Journ. Phys. **88**: 202 (1819)
 ヒヨドリバナ族
 Type: *Eupatorium* L.
 8. **Helenieae** BENTH. et HOOK. f., Gen. Pl. **II**: 199 (1873) ダンゴギク族
 Type: *Helenium* L.
 9. **Heliantheae** CASS., Journ. Phys. **88**: 189 (1819)
 メナモミ族
 Type: *Helianthus* L.
 10. **Inuleae** CASS., Journ. Phys. **88**: 193 (1819)
 オグルマ族
 Type: *Inula* L.
 11. **Mutisieae** CASS., Journ. Phys. **88**: 199 (1819)
 コウヤボウキ族
 Type: *Mutisia* L. f.
 12. **Senecioneae** CASS., Journ. Phys. **88**: 196 (1819)
 サワギク族
 Type: *Senecio* L.
 13. **Vernonieae** CASS., Journ. Phys. **88**: 203 (1819)
 ショウジョウハグマ族
 Type: *Vernonia* SCHREB.
- Subfam. **Lactucoideae** SOLBRIG タンポポ亜科
 Type genus: *Lactuca* L.
14. **Lactuceae** CASS., Journ. Phys. **88**: 151 (1819)
 タンポポ族
 Type: *Lactuca* L.

キク科の認識が族の単位で始まったことから示唆されるように、キク科の各族のまとまりは後の研究者による多くの再検討にもかかわらず基本的には変更されていない。ここではオナモミ族とダンゴギク族についての異論にふれておく。前者については独立の科であるという意見がある一方で、族としても認めるべきでないとする考え方もある。認めない場合でもこの群はメナモミ族の亜族として扱われているので、natural group としてのまとまりに関する異論ではない。後者については提案者である BENTHAM 自身が“他の族と同じようにまとま

りのある族として認められるものではないかもしれない”としているものである。この群を族として認めない意見では、大部分の属はメナモミ族に分類されるが、残りはいくつかの族にわかれて配属される点で、かなり人為的な群かもしれない。

分類形質と族 亜科に分類する場合の特徴の1つとして、頭花を構成する小花に関する形質がとりあげられている。小花には性の点で、両性花、雄ずいの退化した雌花、雌ずいが不稔となる雄花があり、形の上から筒状花、舌状花、二唇形花がある。雌花の場合にはそれが形の上にも現われて、きわめて細い筒状花か舌状花となることがあり、糸状花と呼ばれている。時に雌花が不稔となって中性花となることがある(図4)。

タンポポ亜科では1頭花内のすべての小花が両性の舌

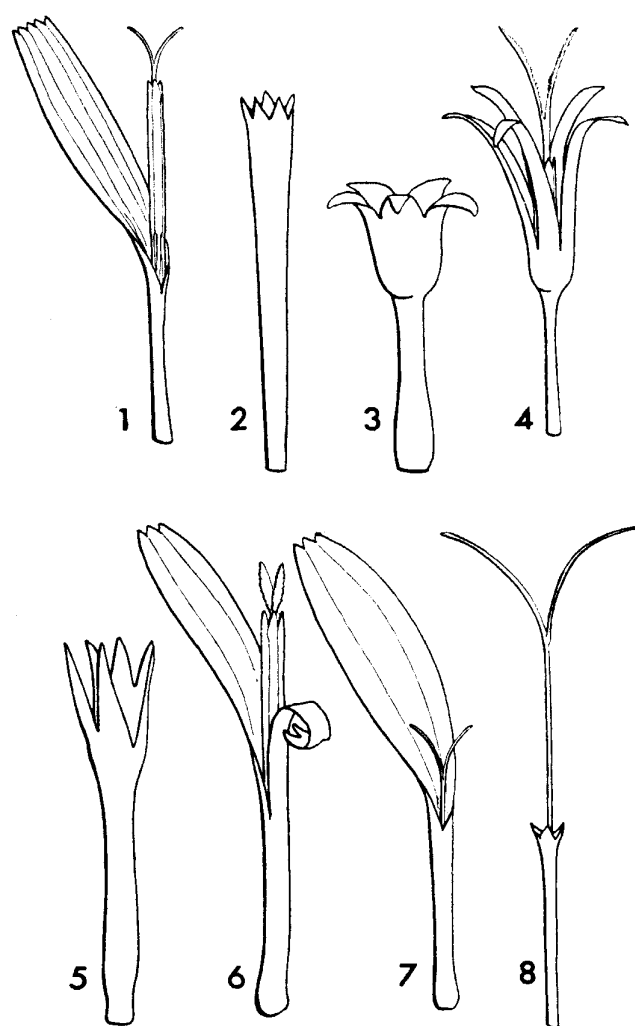


図4 キク科植物の花冠

1, タンポポ亜科. 2, 筒型の心花. 3, キキョウ型の心花. 4, ショウジョウハグマ族とアザミ族では大多数のもので、コンギク族、オグルマ族、メナモミ族とサワギク族では稀に見られる両性の小花. 5-6, 多くのコウヤボウキ族に見られる二唇形の花. 7, 先端が3裂する雌性の舌状花. 8, コンギク族、キク族とサワギク族のいくつかの亜族または属の雌性の小花。(BENTHAM, Journ. Linn. Soc. Bot. **13**: tab. 8 (1873) による)。

状花からなることが特徴的である。すなわち、性の点でも形の上でも辺花と心花の分化はない。ただし、舌状部は中心の小花から周辺のものへと連続的に長くなっている。舌状花はキク亜科でもしばしば辺花にみられるが、この場合は雌花か中性花である。また、タンポポ亜科の舌状花はその先端が5裂しているが、キク亜科のそれは必ずしも5裂するとは限らない。

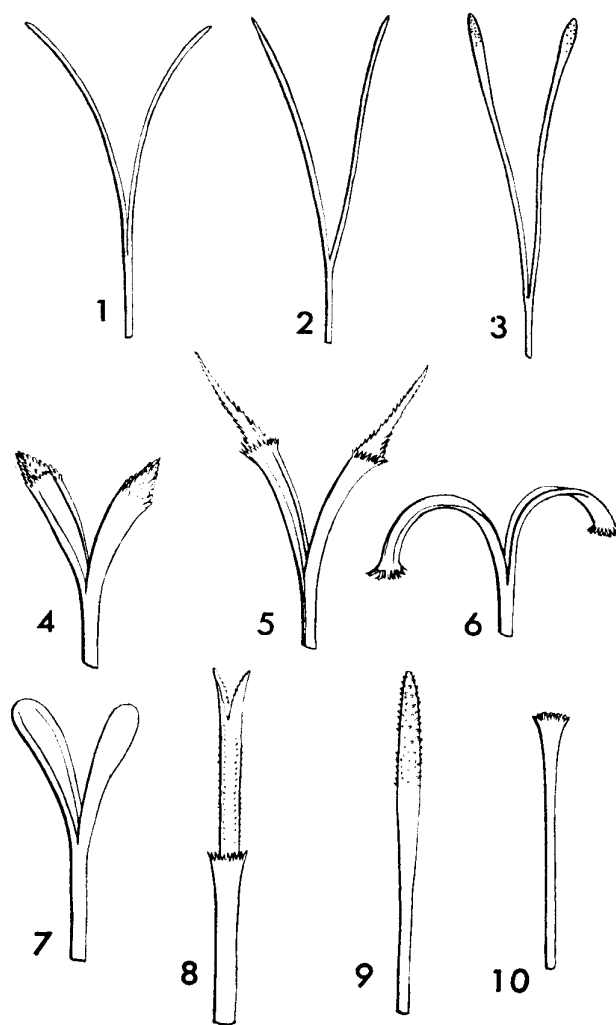
茎や葉における乳液の有無も亜科の重要な特徴の1つとされている。タンポポ亜科ではすべてのものに乳液があり、しかもこの場合乳液は組織内に網状に分化した乳管に入っている。一方、キク亜科では乳液のないものが多い。時に乳液のみとめられるものでも、その乳管が網状構造をとることはなく、単一の細胞か数個の細胞群からなる構造をとる程度である。

要するにタンポポ亜科は頭花中のすべての小花が両性の舌状花であることと、網状の乳管内に乳液があることとを合わせもつことで特徴づけられ、現在のところ例外はみつかっていない。これに対してキク亜科の方は一頭花における小花の様子にもやや多様性があり、いくつかの分類群(族)からなることを示唆している。現に、分類の項に示したように13(又は11)の族がある。

すでに述べたように、ダンゴギク族にはかなり問題があるとしても、他の族はいくつかの例外がみられるものの全体としてまとまりのある natural group である。これらの各族を特徴づける形質として、頭花内の小花の様子、雄ずいの形、雌ずいの形(=柱頭分枝の形、図5)、総苞の形(総苞片の配列を含む)、花床の様子、冠毛の様子および葉序などがとりあげられている。

ヒヨドリバナ族、ショウジョウハグマ族の頭花はすべて両性の筒状花からなり、辺花と心花の分化はみられない。アザミ族では大部分のものが両性の筒状花のみからなる。コウヤボウキ族では花冠が二唇形またはその変形したものからなり多様性に富む。辺花と心花で性の分化の見られるものも多いが、完全に両性となるものもある。それらではタンポポ亜科と同じように、花冠の舌状部が中心の小花から周辺のものへとしだいに長くなっている。この4族以外の族では辺花と心花の分化がみられる。それらは性の面では辺花が雌性または中性で、心花は両性であり、形の上では辺花は舌状花または糸状花で、心花は筒状花である。

両性の筒状花をもつ群のうち、アザミ族は雄ずい薬胞下部付属体が長く尾状となることで特徴づけられる。残りのものはそれが尾状とならないか、なるとしても短い。ヒヨドリバナ族とショウジョウハグマ族との違いは花柱分枝にみられる。後者では花柱の先端に向ってしだいに細くなり、分枝部の下部より短い毛が密生するのに対し、前者ではその先端がやや鈍頭で、分枝部から少しはずれた上方の所から先端にかけて乳頭状突起を密生する。ま



第5図 キク科植物の花柱分枝

1, タンポポ亜科。2, ショウジョウハグマ属。3, ヒヨドリバナ属。4, コンギク族。5, サワギク属に近縁な属。6, サワギク属。7, オグルマ属。8, アザミ属。9-10, これには説明がついていない。
(BENTHAM, *Journ. Linn. Soc. Bot.* 13: tab. 10 (1873) による)。

た、後者では互生葉が一般的であるのに対し、前者では対生葉が普通である。

頭花が辺花と心花とからなる群のうち、アークトース族は柱頭の分枝部分がきわめて短い。オグルマ族とキンセンカ族では、雄ずい薬胞下部付属体が長くなる特徴があり、前者は総苞片が数列からなり、後者のそれは1~3列性である。なお、後者では普通冠毛を欠く。コンギク族とサワギク族では剛毛状の冠毛がよく発達する。前者の総苞片は多列でふく瓦状に配列され、後者のそれは普通1列性である。柱頭の形もそれぞれ特徴的で、前者のそれが扁平で先端に三角状または被針形の乳頭状突起をもつ付属体をつけるのに対し、後者では先端に普通長い毛を生じる。残りの族のうち、キク族は互生葉をもち、総苞片の周辺と先端部が乾膜質となるのに対し、メナモミ族では葉が対生となる傾向を示すものが多く、総苞片は草質である。また、前者は強い芳香を持つこと

が特徴的である (aromatic herb).

異論のある族としたダンゴギク族は花床に鱗片がないことにより特徴づけられたもので、主としてメナモミ族から引き出されたものである。その異論は双方の族に分類された個々の属がこの形質以外ではきわめて近い関係にあると見なされることにあり、しかもメナモミ族のいくつかの亜族から全く独立に花床に鱗片のないものだけを引き出したと思われるふし強い点にある。一方、オナモミ族は頭花が単性または両性で、小花は常に単性である。雌花の花冠はほとんどなく、葯は他の族にみられるような完全な集葯雄ずいとならない。異論はこれらの形質を生態的な適応による特殊化と見なすか、系統的なものによる分化と見なすかにある。

族の関係 キク科内の各族の関係についても、これまでにいくつかの見解が示されてきた。それは当然キク科の起源との関係において論じられるべき問題であるが、すでに述べたように、この点がきわめて多くの問題を残したままである。ここでは原始的と考えられた2, 3の族と、その根拠とされた形質を示すにとどめる。

A. サワギク族を原始的とする考え方 (SMALL 1917 など)。

根拠としている点は 1) 雄ずいと雌ずいにみられる進化傾向が一致する (図6)。サワギク族の中でもサワギク属にみられる雌ずいの花柱分枝は最も単純な形をしており、他のものはこれより分化が進んでいる。また、雄ずいについても葯胞の上・下部付属体が全体からみるとより単純な型に属する。2) 冠毛、総苞、花床などに

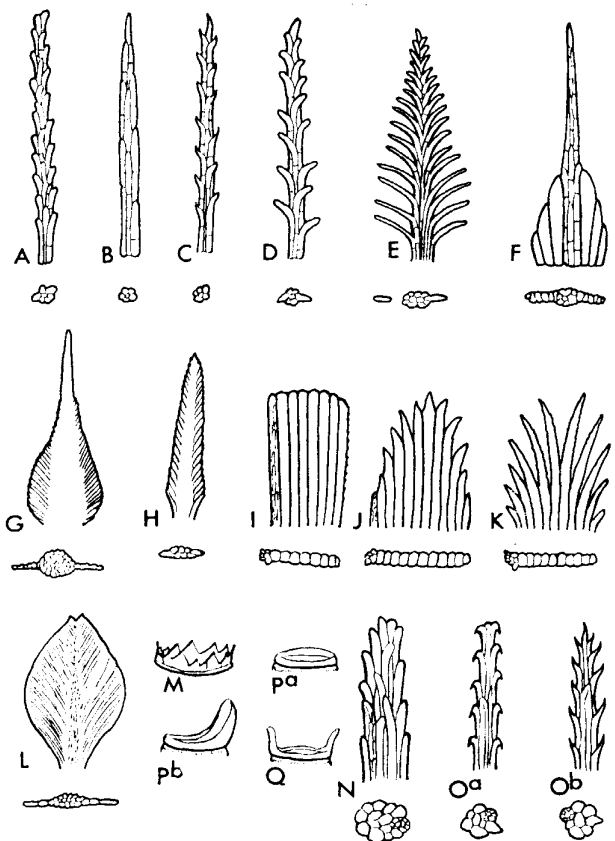


図7 キク科植物の冠毛の形

多くの冠毛は側面図と断面図が与えられている。個々の剛毛は太い線で、内部の様子は細い線で現わされている。

A~E: 剛毛状冠毛 F~L: 鱗片状冠毛
N~O: 芒状冠毛 M, P, Q: 冠毛冠毛
(SMALL, *New Phytologist* 17: 79, Fig. 17 (1918) による)。

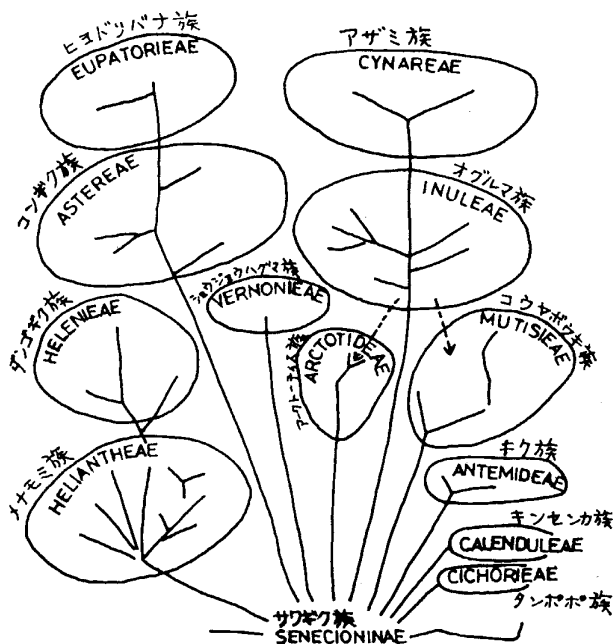


図6 花柱分枝の様子によって示されるキク科植物の系統関係

原図には族以下の分類群も扱われているが、ここではそれらを省略した。(SMALL, *New Phytologist*, 16: 218, Fig. 7 (1917) による)。

みられる進化傾向。これらのうち、冠毛については第7図に示すように、剛毛状の冠毛が基本単位となり、他の型の冠毛はこれからゆ合や退化により導かれたという。たとえば、Aが集合するとNとなり、一部が翼状にはり出すとGまたはLとなるとしている (この冠毛に関するSMALLのモデル化については問題がないわけではない—小山 1969)。冠毛も含めて、これらの形質には説明しきれない例がいろいろな族に現われるが、それらは atavistic tendency であると考えた。3) いずれにしても原始的とみなされた形質のほとんどはサワギク属にみられるものである。全世界に広く分布し、約1,500種からなると云われるサワギク属を原始的とする考え方はその背景に Willisian concept がある。

B. ショウジョウハグマ族を原始的とする考え方

(CASSINI 1826, CAMPBELL 1940, AUGIER & DU MERAC 1951 など)。

根拠としては、1) 近縁の科としてカリケラ科を考える。2) Englerian system の原理を基礎とする。この場合に指摘された形質としては、総苞片が少なく、ゆるんだ配列をとり、頭花内の小花がすべて両性で、花冠が同

型である, などである。

C. メナモミ族を原始的とする考え方 (BENTHAM 1873, BESSEY 1915, HUTCHINSON 1916, LAWALRÉE 1943, CRONQUIST 1955 (図8) など)。

根拠としている形質は次のようなものである。1) 総苞片が葉状で多列である。2) 花床に鱗片状の苞がある。3) 冠毛が鱗片状で, 5数からなる。これは冠毛ががく

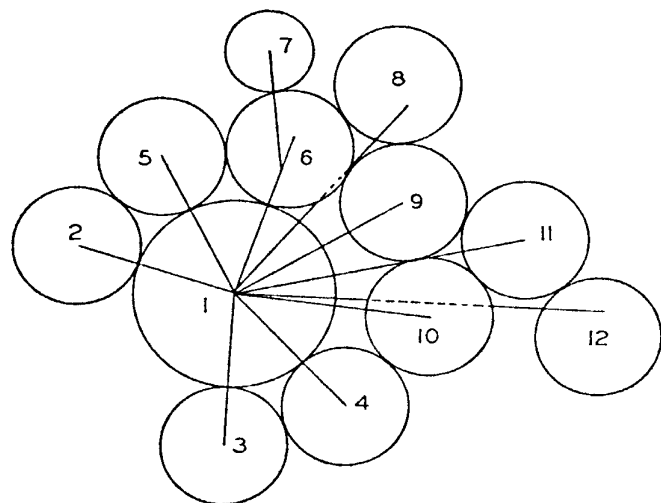


図8 キク科植物各族の類縁関係

1, メナモミ族。2, コンギク族。3, キク族。4, アークトティス族。5, オグルマ族。6, サワギク族。7, キンセンカ族。8, ヒヨドリバナ族。9, ショウジョウハグマ族。10, アザミ族。11, コウヤボウキ族。12, タンポポ亜科。

(CRONQUIST, *Am. Midl. Nat.* 53: 506, Fig. 1 (1955) による)。

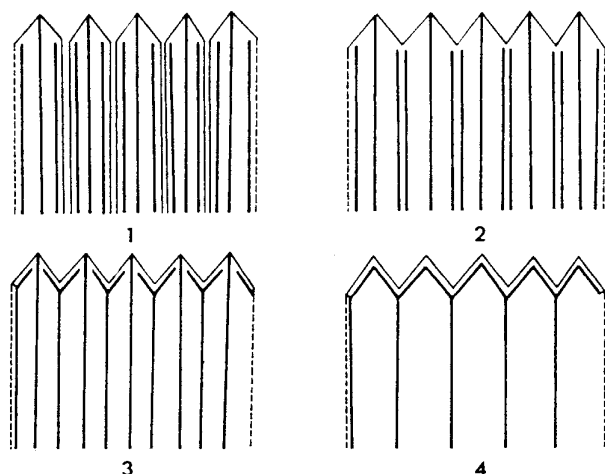


図9 花冠の維管束

1, 個々の小花は中央に1本と周辺に2本の維管束を持つ。2, 原始的な合弁花でみられる維管束。3, 原始的なキク科植物の花冠にみられる維管束。周辺の維管束はとなりあう小花の維管束とゆ合している。4, 典型的なキク科植物の花冠にみられる維管束。中央の維管束が消失し, かわりにゆ合した周辺の維管束が花冠裂片の縁に入る。

(KOCH, *Amer. Journ. Bot.* 17: 940, Text Figs. 1-4 (1930) による)。

起源であることを意味する。4) 心花・辺花とも稔性がある。5) 心花の花冠裂片には中心に脈がある。キク科の個々の小花が合弁花冠をもつことは初めに述べた。この合弁花は一般に5個の花弁がその側面で互にくっつくことにより導かれると考えられている (KOCH, 1930)。第9図は花冠にみられる維管束が合弁花になることにより, 減少していく様子をモデル化したものである。この場合, 筒状花をもつ多くのキク科植物は第9図-4の維管束をもつが, 中にはヒマワリの仲間 (メナモミ族) やダンドボロギク (サワギク族) のように3の維管束をもつものがあるという。また, 舌状花についてはシオン型とメナモミ型のあることを指摘している。後者は明らかに性質の異なる維管束が2~3本加わっており, これはメナモミ族に限ってみられる型である。前者は筒状花にみられたものと同じ性質の維管束のみからなるもので, メナモミ族を除くほとんどのものにみられるという。なお, メナモミ型にみられた性質の異なる維管束はがく起源のものであると結論されている。

種生物学の課題 植物体にみられる特徴のモデル化を通して類縁関係を論ずる点も残された問題はなお多く, また, その実体のつかめていない種 (または taxa) も多い。これまでの手法による研究もまだまだとも云うべき状態である。しかし, 同時に前者にとってはモデル化された形質の相互関係についての説明を何らかの方法により証明に変えて行く必要があり, 後者にとっては数多い種をより生物学的にとらえるために, 種分化の機構の解析をふまえて検討する必要がある。

種が維持されるためには次世代の生産が最も重要である。そこで breeding system の実体を把握することは何よりも不可欠であろう。集葯雄ずいの構造は雄ずい先熟と共に outbreeding にとって確かにすぐれたものにはちがいない (図10)。しかし, 現実には一体何が起っているのだろうか。 *Anthemis montana* は1頭花に200余の小花をつけるが, 全部の小花が咲き終るまでに19日間を要している。この場合, 小花は順次開花して, 少ない日で2個, 多い日で19個であったという (BURTT 1961)。このことは少なくとも19回の cross pollination が行なわれたことを意味する。もし population が大きければ, 19個体との間の F₁ hybrids の生じていることが予想される。キク科に種が多いことと共に, その種分化の機構を解析する上で, この小花の開花パターンはきわめて多くのことを物語っているのではなかろうか。また, 多くのキク科植物は self-incompatible であると思われるが, *Madia* において, 舌状花の長い種類は self-incompatible で, 短かいものは self-compatible であると記録され (CLAUSEN, KECK & HIESEY 1945), 筒状花のみの *Senecio vulgaris* は self-compatible で, 舌状花のある *S. squalidus* は self-incompatible であることが指摘されている (HARLAND

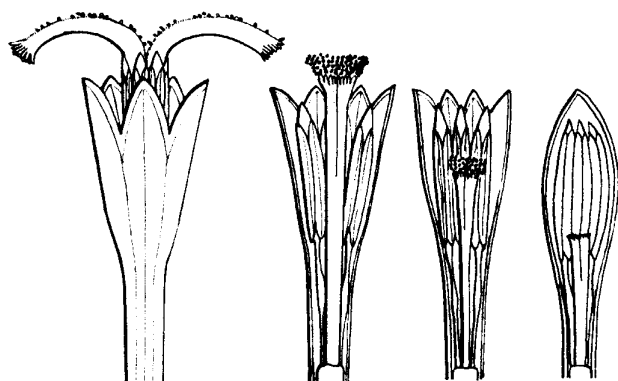


図10 サワギク属の一種 *Senecio cruentus* の小花にみられる花粉放出の機構

開花に先きだって成熟した花粉は集約雄ずいによって出来ている筒の内側に放出される。開花時に、花柱はすばやく伸長し、その先端にある毛でぬぐうように花粉を筒の外に放出する。

(HOFFMANN, Pflanzen-fam. IV-5: 111, Fig. 69 (1894) による)。

1955)。このことは種分化がどちらに向うかを知る上できわめて重要な意味をもつはずである。

Pollination と同時に考慮しておきたい問題として embryogenesis がある。この中でも注目したいのは apomixis によるものである。Apomixis は一般に異常なものともみなされている。確かに異常にはちがいないが、多くの属で知られるようになった今では、もはや単に interesting abnormality とみなすわけにはいなくなった (DAVIS 1967) と云えよう。特に、2, 3, 4 の polyploidy が知られている種で、3 倍体個体が最も普通であるものも少なくない。種を維持するために短期間に個体数を増加させる方法として、vegetative reproduction はきわめて有効であろう。Apomixis の1つの型である somatic apospory はまさに vegetative reproduction と考えられるが、母体から自由に移動し得る点では shoot や runner より拡散度は高い。また、meiosis を伴う apomixis では正常な花粉や卵を生じ得る可能性がある。それらと2倍体との間で cross pollination が行なわれれば、新しい個体の生みだされるのは云うまでもない。種分化を解析する手がかりとならないものだろうか。

種の分布を考える時、種子の散布パターンはすでに多くのものについて検討されてきた。キク科植物の果実はパラシュート役となる冠毛をもつことで特徴づけられている。冠毛自体がきわめて多様性に富むことはすでに述べたが、それらは単に形としての差を指標しているだけではないはずである。たとえば、心花と辺花とで形が異なる冠毛は種子の稔性と共にその散布パターンとの関係から把握する必要がある。また、頭花と云う特殊な構造は小花群をとりまいて発達している総苞の性質と無関係ではあり得ない。単一そう果の散布にとって、xerochasy heads と hygrochasy heads は頭花の構造に関する進

化傾向を散布現象からとらえようとするものである (ZOHARY 1950)。

最近の動向 1974年、Ohio 大学の Tod F. STUESSY 教授は Synantherologists 間の情報交換の場として Compositae Newsletter を発刊され、本年ですでに4号となった。各号は論文、書評、学会や時の話題、また、個人や研究機関の紹介、研究材料の希望などを含み、さらに前年度に出版されたキク科に関する論文リストが全体と各族別に配列されている。後の論文目録は、第4号の中から種生物学に関係があると思われるものを選び出したものである。

第2号(1975)には The Biology and Chemistry of the Compositae と題した国際シンポジュームの記事がある。それによると、その会の進行は分類群別に毎日1～数族ずつ企画されたこともあって、分類学者にとってきわめて有意義であったとある。特に SOLBRIG 教授による Cytology, SKVARLA 教授による Palynology, STEBBINS 教授による developmental anatomy からの summaries は良かったと書かれている。それぞれについての詳細な説明はないが、キク科の familial relationships に関する明確な発言はなかったようである。また、キク科の各族の今日の分布は大陸移動によるものだと推定した TURNER 教授の論文は波紋をなげかけたようである (図11)。この見解はキク科植物の起源が Mesozoic にさかのぼることを示唆するものである。その意味で図11はきわめて興味ある化石である。

第3号 (1976) には1975年に覆刻された Cassini on

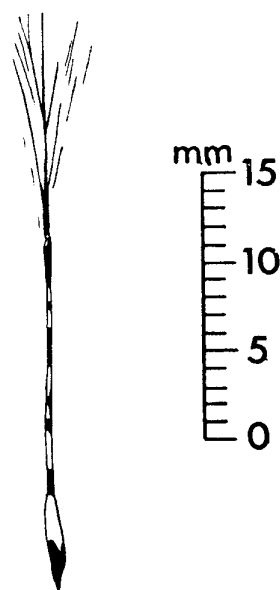


図11 タンポポのそう果と冠毛を思わせる化石ソ連のカザクスタンのジュラ紀後期の地層から得られたもの、*Problematospermum ovale* TURUTANOVA-KETOVA (1930); KRASSILOV (1973a)。(HUGHES, Palaeobiology of Angiosperm Origins, 181, Fig. 13. 3 (1976) による。

Compositae の紹介がある。キク科に関する CASSINI の研究の多くは Dictionnaire des sciences naturelles (I~LX: 1916~1930) で出版された。新種, 新属, 新亜族, 新族がきわめて多いにもかかわらず, この本は出版部数が少ないため今ではほとんど入手が不可能である。その意味でキク科を研究する場合には, たいへん便利になった。書評として, Michigan 大学の McVAUGH 教授が Index についてもっと工夫が必要であったはずだと書いている。Dictionnaire はフランスの地方名のアルファベット順に編纂されたものである。また, CASSINI はおおよそつかない所や, 亜族, 族のもとで興味ある論議を展開している。Index は当然これらを考慮した上で作べきだと云う。

第4号(1977)にはキク科植物に関する Glossary of Terms の呼びかけがある。Exomorphic はともかく, endomorphic についてはそれぞれの研究者により独自に呼称されてきた。Synantherology を発展させるためにも, このあたりでしっかりした意味づけと共に各形質の名称が設定されることを期待したい。

(附 録)

<最近の動向の論文目録>

VERNONIEAE

- JAIN, N. K. 1975. Studies in two ecotypes of *Vernonia patula* (DRYAND.) MERR.: 2. Reproduction. *J. Indian Bot. Soc.* **54** (1-2): 78-84.
- MATHEW, A. & P. M. MATHEW. 1976. Studies on South Indian Compositae: 2. Cytology of the genus *Vernonia* SCHREB. *Cytologia* **41** (2): 401-406.

EUPATORIEAE

- ZOEFRI HAMZAH. 1976. *Mikania*, a new threat to forest plantations. *Laporan Lembaga Penelitian Hutan Bogor*, no. 223: 12.

ASTEREAE

- HANCOCK, J. F. Jr. & R. E. Wilson. 1976. Biotype selection in *Erigeron annuus* during old field succession. *Bull. Torrey Bot. Club* **103** (3): 122-125.
- HILL, L. M. 1976. Morphological and cytological evidence for introgression in *Aster acuminatus* MICHX. in the southern Appalachians. *Castanea* **41** (2): 148-155.
- SEMPLE, J. C. 1976. The cytogenetics of *Xanthisma texanum* DC. and its B-chromosomes. *Amer. J. Bot.* **63** (4): 388-398.
- SMITH, A. P. 1975. Insect pollination and heliotropism in *Oritrophium limnophilum* of the Andean Páramo. *Biotropica* **7** (4): 284-286.

HELIANTHEAE

- CARR, G. D. 1976. Chromosome evolution and aneuploid reduction in *Calycadenia pauciflora*. *Evolution* **29** (4): 681-699.
- GIANNASI, D. E. 1975. Flavonoid chemistry and evolution in *Dahlia*. *Bull. Torrey Bot. Club* **102** (6): 404-412.
- GIANNASI, D. E. 1975. The flavonoid systematics of

the genus *Dahlia*. *Mem. New York Bot. Gard.* **26** (2): 1-125.

- NANDA, K. & S. C. GUPTA. 1975. Syngenesious anthers of *Helianthus annuus* a histochemical study. *Bot. Notiser* **128** (4): 450-454.
- PAYNE, W. W. 1976. Biochemistry and species problems in *Ambrosia*. *Pl. Syst. Evol.* **125** (3): 169-178.
- PILLAI, A., S. K. PILLAI & O. JACOB. 1975. Embryogeny, histogenesis and apical meristems of *Cosmos bipinnatus* CAV. *Acta Bot. Indica* **3** (1): 68-78.
- SCOGIN, R. & K. ZAKAR. 1976. Anthochlor pigments and floral UV patterns in the genus *Bidens*. *Biochem. Syst. Ecol.* **4** (3): 165-167.
- SMITH, E. B. 1976. A biosystematic survey of *Coreopsis* in eastern United States and Canada. *Siba* **6** (3): 123-215.

HELENIEAE

- ISRAILEV, R. L. A. de & P. SEELIGMANN. 1976. Flavonoids of *Helenium alternifolium* (SPRENG.) CABR. *Lilloa* **34** (8): 107-118.
- MOORING, J. S. 1975. A cytogeographic study of *Eriophyllum lanatum*. *Amer. J. Bot.* **62** (10): 1027-1037.

ANTHEMIDEAE

- CHAUDHURI, B. K., S. K. CHAUDHURI, S. L. BASAK & S. DANA. 1976. Cytogenetics of a cross between two species of annual *Chrysanthemum*. *Cytologia* **41** (1): 111-121.
- HARBORNE, J. B., V. H. HEYWOOD & L. KING. 1976. Evolution of yellow flavonols in flowers of Anthemideae. *Biochem. Syst. Ecol.* **4** (1): 1-4.
- KRISPER, J. & C. PUFF. 1976. Peroxidase isoenzymes and systematics of *Argyranthemum* and *Chrysanthemum* s. str. *Pl. Syst. Evol.* **124** (4): 291-301.
- NOSOVA, L. I. 1976. The flowering and fruiting of *Artemisia rhodantha* RUPR., the dominant of high-mountain deserts. *Bot. Zhurn.* **61** (2): 226-234.

SENECIONEAE

- CAMPBELL, J. M. & R. J. ABBOTT. 1976. Variability of outcrossing frequency in *Senecio vulgaris* L. *Heredity* **36** (2): 267-274.
- HULL, P. 1976. The influences of different degrees of interspecific hybridization with *Senecio squalidus* on the frequency of two morphs of *Senecio vulgaris*. *Heredity* **36** (1): 67-72.
- MONAGHAN, J. L. & P. HULL. 1976. Differences in vegetative characteristics among four populations of *Senecio vulgaris* L. possibly due to interspecific hybridization. *Ann. Bot. (U. K.)* **40**(165): 125-128.

CALENDULEAE

- BELIAEVA, N. S. 1976. Embryologic investigation of *Calendula persica* C. A. MEY: fertilization. *Izv. Akad. Nauk Turkm. SSR, Biol. Nauk* **2** (3): 63-67.

CARDUEAE

- ESTILAI, A. & P. F. KNOWLES. 1976. Cytogenetic studies of *Carthamus divaricatus* with eleven pairs of chromosomes and its relationship to other *Carthamus* species. *Amer. J. Bot.* **63** (6): 771-782.
- FERNANDEZ-MORALES, M. J. & C. GARDOU. 1975.

Caryosystematic study of some species of the genus *Centaurea* L. in the western Mediterranean basin. In WALTERS, S. M. & C. J. KING eds. European floristic and taxonomic studies, 61-75.

LLOYD, D. G. & A. J. MYALL. 1976. Sexual dimorphism in *Cirsium arvense* (L.) SCOP. *Ann. Bot.* (U. K.) **40** (165): 115-123.

LACTUCEAE

JONES, R. N. & L. M. BROWN. 1976. Chromosome evolution and DNA variation in *Crepis*. *Heredity* **36** (1): 91-104.

KAUL, V. A., S. R. DATHAN & D. SINGH. 1975. Embryological studies of the genus *Souhus*. *J. Indian Bot. Soc.* **54** (3-4): 238-245.

STERGIOS, B. G. 1976. Achene production, dispersal, seed germination, and seedling establishment of *Hieracium aurantiacum* in an abandoned field community. *Canad. J. Bot.* **54** (11): 1189-1197.

おわりに 膨大な種からなるキク科を物語るにはあまりにも物を知らなさすぎることを今さらのように痛感しております。国立科学博物館で夢中になって標本を整理していた頃、収められている属の数を数えたことがあります。正確な数は忘れましたが、1/3強という印象だけは今も残っております。せめて属の数を半数にまでふやしたい。そうすれば勉強も少しは進むかもしれない。生物学、わけでも分類学はその研究対象が生物という物である以上、物をはなれるわけには参りません。いつの日か、せめて実際に検討出来る属の数が半数をこした時、私自身のキク科について改めてお話ししたいと思います。

参 考 文 献

- AUGIER, J. & M. DU MERAC. 1951. La phylogénie des Composées. *Revue Sci.* **89**: 167-182.
- BENTHAM, G. 1873. Notes on the classification, history and geographical distribution of Compositae. *Journ. Linn. Soc. Bot.* **13**: 335-577.
- BENTHAM, G. & J. D. HOOKER. 1873. Compositae. *Genera Plantarum* **II**: 163-533.
- BESSEY, C. 1915. The phylogenetic taxonomy of flowering plants. *Ann. Misso. Bot. Gard.* **2**: 109-164.
- BURTT, B. L. 1961. Compositae and the study of functional evolution. *Trans. Bot. Soc. Edinb.* **39**: 218-232.
- CAMPBELL, D. H. 1940. The Evolution of the Land Plants [Embryophyta]. Stanford Univ. Press, California. 731 pp.
- CARLQUIST, S. 1957-1961. Wood anatomy of Mutisieae, Heliantheae, Helenieae, Cichorieae and Astereae. *Trop. Woods* **106**: 29-45, 1957; **108**: 1-30, 1958; **111**: 19-39, 1959; **112**: 65-91, 1960; **113**: 54-84, 1960. Wood anatomy of Inuleae. *Aliso* **5**: 21-37, 1961.
- CASSINI, H. 1826. Opuscles phytologiques. Tom. **I-II**, Paris.
- CLAUSEN, J., D. KECK & W. M. HIESEY. 1940-1945. Experimental studies on the nature of species. I: Effect of varied environments on Western North

- American plants. II: Plant evolution through amphiploidy and autopolloidy with examples from the Madiinae. III. Environmental responses of climatic races of *Achillea*. *Carnegie Inst. Wash. Publ.* **520**: 1-452, 1940; **564**: 1-452, 1945; **581**: 1-129, 1948.
- CRONQUIST, A. 1955. Phylogeny and taxonomy of the Compositae. *Am. Midl. Nat.* **53**: 478-511.
- DAVIS, G. L. 1967. Apomixis in the Compositae. *Phytomorphology* **17**: 270-277.
- HARLAND, S. C. 1955. The experimental approach to the species problem. In *Species Studies in the British Flora*, ed. J. E. LOUSLEY, London. pp. 16-20.
- HARLING, G. 1950-1951. Embryological studies in the Compositae. Part. I. Anthemideae-Anthemidineae. Part. II. Anthemideae-Chrysantheminae. Part. III. Astereae. *Acta Hort. Berg.* **15**: 136-168, 1950; **16**: 1-56, 73-120, 1951.
- HOFFMANN, O. 1894. Compositae. In ENGLER und PRANTL, *Nat. Pflanzen-fam.* **IV-5**: 87-387.
- HU, S.-Y. 1958. Statistics of Compositae in relation to the Flora of China. *Journ. Arnold Arb.* **39**: 347-419.
- HUTCHINSON, J. 1916. Aquatic Compositae. *Gard. Chron.* **59**: 305.
- KITAMURA, S. 1937-1957. Compositae Japonicae. I-VI. *Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ.*, ser. B. **13**: 1-421, 1937; **15**: 285-446, 1940; **16**: 155-292, 1942. *Mem. Coll. Sci. Univ. Kyoto*, ser. B. **22**: 77-126, 1955; **23**: 105-168, 1956; **24**: 1-79, 1957.
- 北村四郎・村田源・堀勝 1977. 改訂原色日本植物図鑑, 草本編 [I] 合弁花類. 保育社, 大阪. 279頁, 70図版.
- KOCH, M. F. 1930. Studies in the anatomy and morphology of the Composite flower. I. The corolla. II. The corollas of the Heliantheae and Mutisieae. *Amer. J. Bot.* **17**: 938-952.
- 小山博滋 1969. キク科植物の冠毛と花冠について——キク科植物の分類形質の考察——. *自然科学と博物館* **36** (9-10): 230-242.
- LAWALRÉE, A. 1943. Les genres *Hoffmanniella* SCHLECHT, *Eleuthanthera* POIT. et *Exomio-carpon* LAWALRÉE gen. nov., sp. nov. *Bull. Jard. Bot. Brux.* **17**: 55-64.
- PHILIPSON, W. R. 1953. The relationships of the Compositae, particularly as illustrated by the morphology of the inflorescence in the Rubiales and the Campanulatae. *Phytomorphology* **3**: 391-404.
- SKVARLA, J. J. & B. L. TURNER. 1966. Systematic implications from electron Microscopic studies of Compositae pollen—A review. *Ann. Misso. Bot. Gard.* **53**(2): 220-256.
- SMALL, J. 1917-1919. The origin and development of the Compositae. *New Phytol.* **16**: 157-177, 198-221, 253-276, 1917; **17**: 13-40, 69-94, 114-142, 200-230, 1918; **18**: 1-35, 65-89, 129-176, 201-234, 1919.
- SOLBRIG, O. T. 1963. Subfamilial nomenclature in Compositae. *Taxon* **12**: 229-235.
- SOLBRIG, O. T. 1963. The tribes of Compositae in the Southeastern United States. *Journ. Arnold Arb.* **44**: 436-461.

STEBBINS, G. L., J. A. JENKINS & M. S. WALTERS.
1953. Chromosomes and phylogeny in the Compositae, tribe Cichorieae. *Univ. Calif. Publ. Bot.* 26: 401-430.
STIX, E. 1960. Pollenmorphologische untersuchungen

an Compositen. *Grana Palynologica* 2: 41-114.
TURNER, B. L. 1969. Chemosystematics: Recent development. *Taxon* 18: 134-151.
ZOHARY, M. 1950. Evolutionary trends in the fruiting head of Compositae. *Evolution* 4: 103-109.

〔討 論〕

司 会：高 須 英 樹（和歌山大学教育学部）

高須：これから、今日と明日と、キク科のいろいろなものを材料として、なされた仕事の話がでてくるわけですが、その前にキク科の概要について、ということで小山さんにお話をいただきました。それで、キク科とはどういうものであるか、というような事についての、共通の理解みたいなものを、お互いに持つ意味でも、質問がありましたら、お願いします。

八田：キク科全体をみまわした場合に、「総苞片の数と小花の数に対応する」ということはいないのかお聞きしたい。といいますのは、ミズキ属 *Cornus* の場合ですと、クマノミズキ、ミズキ、ゴゼンタチバナ、エゾゴゼンタチバナ、サンシュユ、ヤマボウシ、アメリカヤマボウシと並べると、どうやら花序に一つの流れがあるような気がする。このようにみると、キク科と同じ頭状花で、ヤマボウシやアメリカヤマボウシは、なんとなく他の散形花序とか総状花序とかが、つまった形ではないか、という気がしてならない。しかし、キク科が他のものと異なる点は、今のお話では葉腋々芽が総苞片に全くでてこないということなのですが、もし対応するグループがあるとするればミズキ属で私が推定するような頭状花序の基本となるような花序が、キク科で推定できないか。

小山：二つの問題があったようですが。一つは小花数と総苞片数がどのような対応関係にあるかというテーマですね。これは、たしかに対応する属もありますし、全く対応が考えられないようなものもありますから、必ずしも法則性があるとは思えません。

八田：たぶん、総苞片の数よりは小花数の方が多いのでしょうね。

小山：いや、そうでないものもあります。

八田：たとえば、総苞片二枚に対して、小花数何個というように。もしそれが先程言いましたように、他の花序がつまめたものだとしたら何個かの小花を集めて、それをまとめた形で総苞片があるというような形のものがあのではないかという気がしているのですが。

小山：そのことは先程ちょっといいましたが、ダリヤの仲間、各小花の基部に種子を包みこむように鱗片様のものがでる、これがあなたのいわれる苞に相当するとい

う考え方があります。この場合ですと、たとえば総状花序があると、この総状花序ではかならず、花の基部に苞ができるわけですが、これがずっとつまっていたという解釈ですね。一方散形花序で、多くの花の基部の一つだけ苞がでる。これがずっとつまると、いわゆる共通花盤の上には苞がないことになります。つまり、全く鱗片のできない花盤のできる場合があるという解釈です。ですから、一方では総状花序からの進化、一方では散形花序からの進化を考えているわけです。総苞片というのは、必ずしもこういう花序の集約というわけにはいかないようです。ですから総苞片と小花の数に対応すると云うことはなさそうです、もしうまく対応していれば分類する場合には都合がいいのですけど。ほとんどの場合、頭花というのは多数の小花が集まっているといってきたましたが、実は総苞片はたくさんあるのに一個しか小花のつかない頭花もあります。身近な例では、クサヤツデですね。それからコウモリソウ属 *Cacalia* の中にもありますし、その他いろんなグループにでてきます。それはおそらく、非常に極端な退化した例でしょうからこの際問題にすべきでないかもしれませんが、けれどもそういうものを、退化したものと単純に把えてしまうには、まだまだデータがたりないともいえます。一総苞片あたり実際どのくらいの数になるのか、ということについての論文にはまだであったことはありません。

八田：箱根およびその付近の山々に、タテヤマギクがあります。四国から九州にかけてオオバヨメナがありますが、これを私は予備知識なしに山を歩いていて、向こうでびっくりしたわけです。まさにタテヤマギクそのものが、四国、九州にあるのではないかと思ったほど外形は似ているわけです。それであとで帰って調べてみると、どうやら冠毛の長さが違うらしい。オオバヨメナが1 mm とタテヤマギクが5 mm くらいで、それによって北村先生は属を分けているわけですけれど、私なんかは、あれだけ似ているものをそのように分けていいものかという気がしてしかたがないわけです。タテヤマギクの場合、神山と駒ヶ岳の安山岩上に、モミジ葉というのがあります。ヨメナ属 *Kalimeris* のオオバヨメナのモミジ葉

がでてきたら面白いと思って、だいたい探してみたんですけど、このモミジ葉になるという形質は、オオバヨメナにはないみたいです。そこで伺いたいのは、冠毛はキク科の分類の中でどのような位置付けがなされているのかということです。たとえば、属を分けるのに値いするのかとか。

小山：このあたりが、じつは分類学を魅力的でない学問にしている一つの原因かもしれません。非常に恥を述べるようなことになるのですが、実は個々の形質というか、特徴ですね、それを絶対的に評価して、こうであるということがいえれば、納得されるわけですが、多くの場合はそういうふうにはいきませんで、むしろ相対的な評価によっています。相対的というのとは、つまり、ある植物群でどうなっていて、それからみるとこっちはどうだという考え方ですね。そういう部分が分類学では非常に多い。ですから、相対的な評価と絶対的な評価の絡み合いというのをもうすこしきちんとやっていかないと、いまのような不信感が出て来ると思うのですが。冠毛についてはそういう点が多々あるように私自身も考えています。とくに今問題となったヨメナ属、ハマベノギク属 *Heteropappus*、ミヤマヨメナ属 *Gymnaster*、シオン属 *Aster* というのは、冠毛だけで分けられているといってもいいくらいの関係にあります。ただし、シオン属なりそれぞれ認められる属の中で、その特徴が実際どれだけ相対的に評価されるかということ、北村先生が主張されるように割合きちんと規定されていることも事実です。たとえば先程いわれましたように、5mm と 1mm の違いなど 100m からみれば、チョークで線を引けばその線の中に入ってしまうのではないかということになるわけですが、実際には、たくさんあるシオン属の中で、冠毛が5mm 以下になるものはほとんどありませんで、たいいていのものが、そう果に対する全長よりも長い冠毛をもっています。一方、ミヤマヨメナ属には冠毛がありませんし、ヨメナ属やハマベノギク属の舌状花の冠毛は長くても2mm 位で、そう果よりずっと短いのです。

冠毛は種子散布には都合がいいかもしれませんが、全体の種子散布を考える上では、必ずしも役に立っているものばかりでもないと同時に今のように絶対的な評価ができない限り、やはりまだまだ検討すべき点があるのではないかということは考えられます。また、ハマベノギク属をみてみますと、かなり生態的というか、生育地の点でシオン属と比べて、限られた場所に住んでいることが多いようです。ところがタテヤマギクとオオバヨメナのような関係になりますと、はっきりしませんから、僕自身もかなり疑問をいだいているところです。

森田：キク科は非常に種類数が多いということをいわれたわけですが、キク科の場合変異が非常に大きく分類が難しいものが多いことによるのではないかと。

科においてもキク科のようなセンスで、種を分けると、非常に多くなってしまおうような気がするのですが。たとえばタンポポだと2000種を認める研究者から500種しか認めない研究者まで幅がある。キク科がとくに実験分類学の対象とされる理由として、やはり他の科に比べて、特に多型的なものが多いことによるのではないかと思うのですが。

小山：それについては、私みたいにキク科しか知らない人間よりはもっと広く勉強しておられる先生方に聞いていただいた方がいいと思います。たしかに、今森田君がいったように、たとえばタンポポなんかは細かく分ける人によれば2,000種もあるし、一方では100種ぐらいだという意見まであるくらいですから、その辺はたしかに問題です。私がここに書いた23,000種はタンポポを200くらいで計算しています。先程から説明しておりますように頭花という特殊な構造をもっているがゆえに非常に小さくまとめざるをえないというようなことがあるかもしれません。おそらくそういう点でも種の分化を考えたり種生物学的な手法で解析するには非常にいいテーマを持っている材料ということはいえると思います。

種は概念的なものですから、植物界全体を通してとりあげる形質の評価がこれではなければならない、というものがあるわけではありません。おそらくどの科でも形質についての解釈の仕方によって、形質の評価自体が変わってくる可能性はあります。あるいは全く違う科をやってきた方がキク科をやられたら、ひょっとしたら変わるかもしれません。しかし、たとえば *Genera Plantarum* を書いた BENTHAM や HOOKER などは、植物界全体を一応精通した上でまとめているわけですが、その彼等でさえこれだけのものを（数はもちろん当時ですからすくないわけですが）認めているということからすると、キク科が他の科に比べて、そう細分されているとも思われません。また最後の表*にタンポポ族における単為生殖のみられる属と染色体数というふうなまとめ方ですこし出しておきました。これらはみな単為生殖のみられるグループですが、けっこう種類数が多いのです。ここにあがっているフタマタタンポポ属 *Crepis* をはじめ *Leontodon*, *Chondrilla*, ニガナ属 *Ixeris*, タンポポ属 *Taraxacum*, ヤナギタンポポ属 *Hieracium* では今森田君の説明でありましたタンポポと同様に細かく分ける人はだいたい5~6倍くらいの種数を考えています。これはおそらく単為生殖によってできるいろんな生態型あるいは小さな分布範囲で生じる特徴的な形のまとまりから、分けざるをえないということにより起こっている可能性は十分にあります。このあたりは、今後単為生殖の機構をさらに検討することによって、種というものをどう考えるかという事とかみあわせて、再検討すべき点ではないかと考えています。（* 本論文には引用されていない）。

八田：五数性ということで一つ気になっていたんですけど、第4図の中で6や7というのは、舌状花ですね。この舌状花の先端は必ずしも五つに分れるわけではないんですか。

小山：これは先程いいましたように、それぞれの形が、単性化することによって形を変形している例の一つです。ですから、たとえばムカシヨモギの仲間とか、ウスユキソウの仲間とか、ハハコグサの仲間などで、いわゆる糸状花というのが度々でてくることがあります。これらの小花は直径が0.5mm くらいの小さな花で、完全に筒にはなっていますが、その先端は非常に不規則にすこし切れこんでいる程度で、裂片の数がまちまちであったり、裂片の数が一頭花内でも異なったりする場合があります。これは例外というに変ですけども、単性化による特殊な分化であるというふうに考えられるものだと思います。

森田：私も数性の問題で一つ気になっていたのですが、キク科ではフィボナッチ数列というのがありますがね。要するに13という数が非常に多くでてくるわけです。

たとえば、タンポポの比較的小さな頭花の内総苞片の数は13が多く、少し大きいものでは21、もっと小さくなると8のことが多い。これは、Ludwig が調べていて、いろいろなキク科の小花の数や総苞片の数を数えると、同じ結果となるそうです。ずいぶん前の仕事ですけど、タンポポの場合は総苞片ですが、小花数が、フィボナッチ数列にのるものもあるので、八田さんがいったように、総苞片と小花の数というのは密接な関係があるのではないのでしょうか。

小山：小花や総苞片に、それぞれフィボナッチ数列がみられるということと、キク科全体を通して、一つの総苞片に対する小花の数にある一定性が見られるということとは必ずしも対応しないというような答え方をしたまでです。フィボナッチ数列が総苞片と小花とに規則的にみられれば、総苞片と小花とが対応してくるということはあるわけです。しかし、現実にはそれぞれにかなり変異があり両者の関係はとても一筋縄では解釈出来そうにありません。